



**University of
Zurich**^{UZH}

**Zurich Open Repository and
Archive**

University of Zurich
University Library
Strickhofstrasse 39
CH-8057 Zurich
www.zora.uzh.ch

Year: 2013

Das unaufhörliche Ballett der Arten

Bucher, H

Other titles: L'incessant ballet des espèces

Posted at the Zurich Open Repository and Archive, University of Zurich

ZORA URL: <https://doi.org/10.5167/uzh-78252>

Journal Article

Published Version

Originally published at:

Bucher, H (2013). Das unaufhörliche Ballett der Arten. VSAO Journal, 2013(1):30-31.



Das unaufhörliche Ballett der Arten = L'incessant ballet des espèces

Prof. Dr. Hugo Bucher, Paläontologisches Institut und
Museum Universität Zürich

VSAO JOURNAL



Zeit

Urologie/Geriatrie
Zulassungsstopp
und Ärztemangel

Das unaufhörliche Ballett der Arten

Die heute lebenden Arten stellen nur einen winzigen Teil der Gesamtheit der Biodiversität dar, die einmal auf der Erde existiert hat. Man schätzt, dass 99 Prozent der durch die biologische Evolution entstandenen Arten verschwunden sind. Die chronologische Analyse der andauernden Erneuerung der Arten ermöglicht es, die Urzeit in immer feinere Intervalle zu unterteilen. Dies ist eine Voraussetzung, um die Evolution in ihrer zeitlichen Dimension zu verstehen. Allerdings haben längst nicht alle Arten Spuren ihres Auftritts hinterlassen.

Prof. Dr. Hugo Bucher, Paläontologisches Institut und Museum Universität Zürich

Wie wird in der Paläontologie Zeit definiert? Eine erste grundsätzliche Schwierigkeit dieser Zeitmessung ist, dass das Signal weder periodisch noch linear ist, im Gegensatz zur physischen Zeit, wie sie vom Menschen wahrgenommen wird. Ein zweites Hindernis der paläontologischen Zeit, das einfacher zu erfassen ist, besteht in den unterschiedlichen Grössenordnungen gegenüber der menschlichen Zeitskala.

Die Lebensdauer der Arten, d.h. die Zeit zwischen dem evolutionären Erscheinen einer Art bis zu deren endgültigen Aussterben, bildet die Basis der paläontologischen Uhr. Diese unterscheidet sich stark von der «menschlichen» Zeit, die der Entwicklungszeit eines Individuums von der Befruchtung bis zum Tod entspricht. Es ist dieses unaufhörliche Ballett von Erscheinen und Aussterben, das es ermöglicht, die «tiefe» Zeit in aperiodische Einheiten und solchen von variabler Dauer einzuteilen, deren hierarchisches Gefüge letztendlich die geologische Zeitskala bildet. Je grösser die Anzahl gleichzeitig aussterbender oder erscheinender Arten ist, desto höher wird die hierarchische Stellung der entsprechenden Grenze in der geologischen Zeitskala sein. So gründen zahlreiche wichtige Grenzen der fossilbildenden Zeiten (bspw. Grenze Perm-Trias, Trias-Jura, Kreide-Tertiär) auf einem Massenaussterben, d.h. auf besonderen Zeiträumen in der Geschichte des Lebens und der Erde, in welchen sich das Aussterben auf eigenartige Weise konzentriert.

Koexistenz von Arten

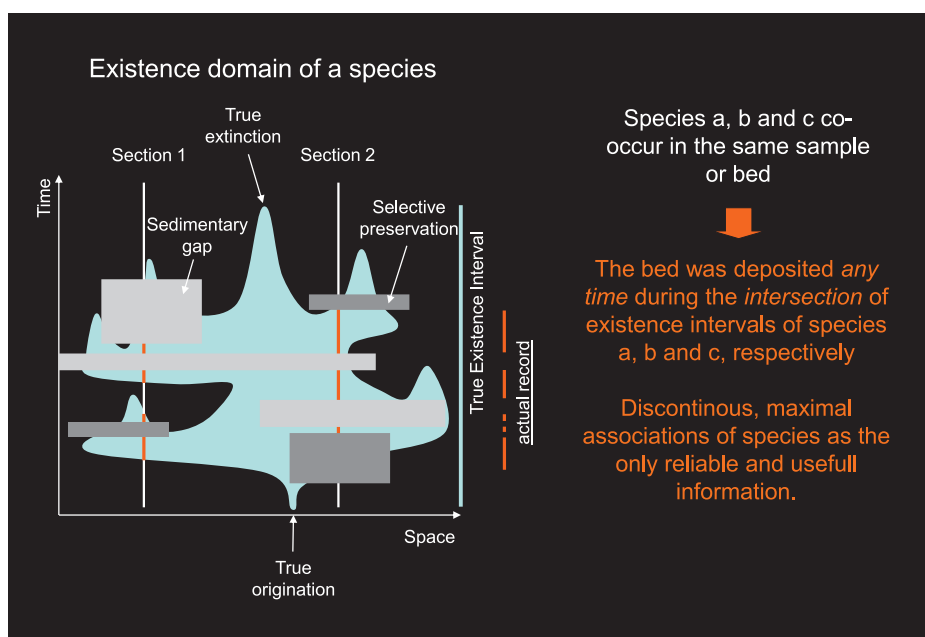
Am anderen Ende der paläontologischen Zeitskala sind die kürzesten und zuverlässigsten elementaren Zeitgrenzen durch die Assoziation der Arten definiert. Darunter versteht man die sowohl räumliche (am gleichen Ort und also gemeinsam in einer

geologischen Schicht gefunden) wie auch zeitliche (d.h. zur gleichen Zeit in verschiedenen ökologischen Gemeinschaften und Umgebungen) Koexistenz von Arten. Da die Mechanismen der Artbildung und des Aussterbens der Arten von Natur aus an beschränkte geographische Räume gebunden sind, kann man den genauen Zeitpunkt des echten Erscheinens (im evolutionären Sinn) oder Aussterbens nicht dazu verwenden, um in anderen fossilbildenden Abfolgen synchrone und leicht erkennbare Zeitlinien zu definieren. In letzteren werden die ersten lokalen Erscheinungen älter als die echte evolutionäre Erscheinung sein und das lokale Aussterben wird jünger sein als das endgültige Aussterben (Diachronismus des lokalen Erscheinens und Aussterbens, siehe Abbildung). Die maximalen Assoziationen von Arten, die räumlich oder zeitlich koexistiert haben, bilden eigentlich die einzigen elementaren, reproduzierbaren und zuverlässigen Einheiten in der tiefen Zeit. Es sind keine synchronen, unmittelbaren und senkrecht zur physischen Zeitachse stehenden Linien, sondern getrennte, aufgrund der maximalen Koexistenzen von Arten gebildete Intervalle. Ohne externe Kalibrierung, beispielsweise mit Hilfe des radiometrischen Alters (das selber auch nicht frei von Unsicherheiten ist!), bleibt die absolute Dauer dieser Intervalle undefiniert. Mit taxonomischen Gruppen, deren Evolution gesamthaft schnell verläuft (z.B. Ammoniten, Conodonten, Nager etc.), liegt die maximal mögliche Auflösung, die für solche durch maximale Assoziationen definierte Intervalle und deren Trennungsintervalle erreicht werden kann, in der Grössenordnung von 20 000 bis 50 000 Jahren. Gemessen an der menschlichen Zeitskala mögen diese Grössenordnungen sehr gross erscheinen. Wenn man aber bedenkt, dass man hier von Intervallen

spricht, die beispielsweise 250 Millionen Jahre zurückliegen, erreicht man bereits eine unglaubliche Auflösung. Deren Präzision ist mit derjenigen der besten zurzeit für so alte Zeiten erhältlichen radiometrischen (auch absolut genannten) Datierungsmethoden vergleichbar. In der Fachsprache nennt man solche in urzeitlichen Umgebungen erkennbaren Zeitintervalle Biochronozonen. Je homogener die Umweltbedingungen an der Oberfläche des Ozeans sein werden, desto grösser wird die geographische Ausdehnung einer solchen, beispielsweise aus Plankton- und Nektonorganismen gebildeten Biochronozone, sein. So lassen sich urzeitliche Zeiträume erkennen, die durch eine starke, der heutigen biogeographischen Verteilung ähnlichen Längszonation charakterisiert sind. Bedeutende Stressepisoden im Ozean (Änderungen des pH, der Temperatur, des Salzgehalts, des Sauerstoffgehalts etc.) führen zu einem massiven Rückgang der globalen Vielfalt. Arten, die die Krise überstehen, werden hingegen stark dazu tendieren, Kosmopoliten zu werden, d.h., global sehr leicht erkennbare Biochronozonen zu bilden.

Kontinuum des Balletts

Unsere Zeitmessung, die direkt vom Ballett der Arten abhängig ist, ist also eine Funktion vom Verhältnis zwischen Erscheinungs- und Aussterbensrate. Die Paläontologen haben sich gefragt, ob die Intensität des Aussterbens sich zunehmend verteilt (Potenzgesetz) oder ob das Massenaussterben tatsächlich eine eigene Kategorie bildet, die durch einen quantitativen und qualitativen Sprung vom Grundausterben getrennt ist. Gemäss den jüngsten Erkenntnissen handelt es sich eigentlich um ein Kontinuum. Wenn die Intensitäten des Aussterbens tatsächlich einem Potenzgesetz zu folgen scheinen,



Der Existenzbereich einer Art wird von der Gesamtheit der Punkte, die eine Art räumlich und zeitlich belegt, gebildet. Die Form dieses Volumens wird hauptsächlich durch die Umweltbedingungen, die die Verteilung der Art regeln, bestimmt. Die orthogonale Projektion dieses Volumens auf die Zeitachse entspricht dem Intervall der Existenz der Art. Im abgebildeten Beispiel kann keine Sektion – egal welche geographische Position diese einnimmt – die Gesamtheit des Existenzintervalls einfangen. Die Ablagerungslücken und die selektive Erhaltung verkürzen auch die Ablagerung der Art in den ausgewählten Sektionen. Schlussendlich stellt man fest, dass die effektive Ablagerung (rot gekennzeichnet) nur eine diskontinuierliche Fraktion des Existenzintervalls bildet. Dies entzieht dem ersten lokalen Erscheinen und Aussterben jegliche zeitliche Bedeutung. Die einzige logische Folgerung daraus ist, dass wenn eine Art in einer bestimmten geologischen Schicht vorhanden ist, sich diese Schicht während der Gesamtheit oder einem Teil des Existenzintervalls dieser Art gebildet hat. Wendet man den gleichen Gedankengang auf n beschriebene Arten in einer selben Schicht an, muss daraus gefolgert werden, dass sich diese Schicht während der Intersection der n Existenzintervalle gebildet hat. Ein solches Intervall wird maximal (d.b. einmalig) sein, wenn die Liste der assoziierten Arten nicht in einer grösseren Liste eines anderen Intervalls enthalten ist. Diese maximalen Assoziationen sind die einzige zuverlässige Vorgehensweise, um synchrone Zeitintervalle der fossilen Ablagerung zu extrahieren.

sind die Intensitäten der Diversifizierungsphasen, die auf das Aussterben folgen, weit weniger bekannt und Gegenstand intensiver Forschung.

Es scheint bereits klar, dass die mittleren Erscheinungsraten einer bestimmten Gruppe während der Phasen der Wiederherstellung der Biodiversität zunehmen. Zu beachten ist hier, dass eine Diversifizierung auch anders ausgelöst werden kann, beispielsweise durch einen Rückgang der Aussterbensraten. Die ökologischen Lücken, die durch Gruppen ausgestorbener Arten hinterlassen werden, bilden offensichtlich einen starken evolutionären

Stimulus, sowohl für bestimmte Gruppen, die überlebt haben, als auch für andere neu erschienene Arten. Die Phasen des Aussterbens und der Diversifizierung führen also zu einer Beschleunigung des Balletts der Arten und erzeugen damit eine grössere Anzahl Biochronozonen als in den intermediären Phasen, die von einer langsamen Erneuerung der Fauna gekennzeichnet sind.

Die numerischen Simulationen, die auf einer inversen Vorgehensweise vom Typ Monte-Carlo-Algorithmus basieren, haben auch gezeigt, dass die von den Biochronozonen gefangene Zeitmenge in

Zeiten des Aussterbens und der Diversifizierung signifikant niedriger ist, als in den stabilen Phasen der Biodiversität (Escarguel & Bucher 2006). Diese bedeutenden Variationen des Verhältnisses zwischen Erscheinungs- und Aussterbensrate ermöglichen paradoxerweise eine viel feinere Messung der paläontologischen Zeit. Die Analyse und Modellierung dieser Aussterbens- und Wiederherstellungsepisoden der Biodiversität ist auch ein wichtiges und neues Ziel der Paläontologie, das unsere Gesellschaft wegen der Störungen, die durch eine junge und nimmer satte Art verursacht werden, direkt betrifft.

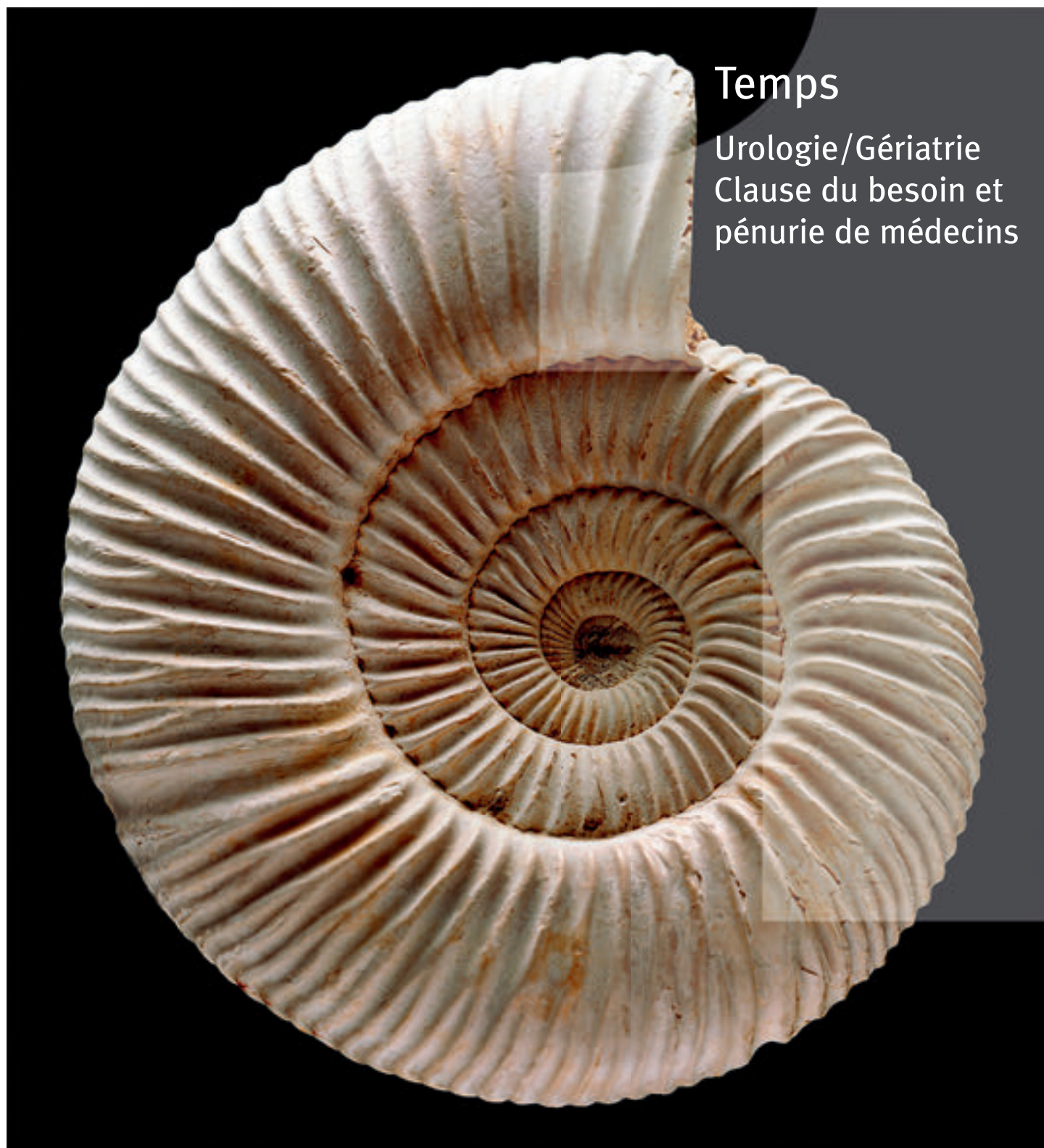
Spurlos verschwunden

Diese grossen oder kleinen Fluktuationen der Biodiversität dienen dazu, die letzten 540 Millionen Jahre der Geschichte des Lebens in Biochronozonen zu unterteilen. Diese wiederum sind selber in Stockwerke, Epochen und Perioden unterteilt, und dies seit der kambrischen Explosion, die als Zeitpunkt für das Auftreten der wichtigsten Tierphyla mit den wichtigsten Bauplänen gilt. Im Vergleich zum Erdalter (4,5 Milliarden Jahre) oder sogar zu den ältesten irdischen Lebensspuren (Archaeobacteria, ab 3,8 Milliarden Jahre) mögen diese letzten 540 Millionen Jahre (das Phanerozoikum) schon sehr kurz erscheinen. Unsere Messung der paläontologischen Zeit hängt eigentlich auch von einer wichtigen evolutionären Innovation ab, die sich im Kambrium ereignete: die Mineralisierung des Gewebes, sowohl in Form des externen wie auch internen Skeletts. Diese mineralisierten Gewebe steigern die Fossilisationsfähigkeit der ausgestorbenen Organismen gegenüber dem Schicksal der weichen Gewebe, die normalerweise nicht erhalten bleiben. Nur ungefähr das letzte Sechstel des Balletts der Arten ist für uns sichtbar und damit direkt in relativer Zeit analysierbar. ■

Referenzen

- Escarguel, G., und Bucher, H., 2004. Counting taxonomic richness from discrete biochronozones of unknown duration: a simulation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 202: 181–208.
- Guex, J., 1991. *Biochronological Correlations*. Springer.

JOURNAL ASMAC



Temps

Urologie/Gériatrie
Clause du besoin et
pénurie de médecins

L'incessant ballet des espèces

Les espèces actuelles ne représentent qu'une minuscule partie de l'ensemble de la biodiversité ayant existé sur la Terre. En fait, on estime que 99% des espèces engendrées par l'évolution biologique ont disparu. L'analyse chronologique du renouvellement permanent des espèces permet de découvrir le temps ancien en intervalles de plus en plus fins, ce qui est un préalable pour comprendre l'évolution dans sa dimension temporelle. Toutefois, de loin pas toutes les espèces n'ont laissé des traces de leur passage.

Professeur Hugo Bucher, Institut et Musée de paléontologie, Université de Zurich

Comment le temps paléontologique est-il défini? Une première difficulté fondamentale de cette mesure du temps est que le signal n'est ni périodique ni linéaire, contrairement au temps physique tel que perçu à l'échelle humaine. Un second obstacle du temps paléontologique plus facile à appréhender réside également dans la différence des ordres de grandeur par rapport à l'échelle humaine du temps.

La durée de vie des espèces, c'est-à-dire le temps compris entre l'apparition évolutive d'une espèce et son extinction définitive, constitue la matière première de l'horloge paléontologique, bien différente du temps «humain» qui correspond au temps du développement d'un individu, de la fécondation à la mort. C'est cet incessant ballet d'apparitions et d'extinctions qui permet de subdiviser le temps «profond» en unités de durée variable et apériodique, dont l'assemblage hiérarchique forme l'échelle des temps géologiques. Plus le nombre d'extinctions ou d'apparitions simultanées est important, plus la limite correspondante occupera une position hiérarchique élevée dans l'échelle des temps géologiques. Ainsi bien des limites majeures des temps fossilifères (p. ex. limite Permien-Trias, Trias-Jurassique, Crétacé-Tertiaire) reposent sur des extinctions en masse, moments particuliers de l'histoire de la vie et de la Terre où les extinctions se concentrent de manière singulière.

La coexistence des espèces

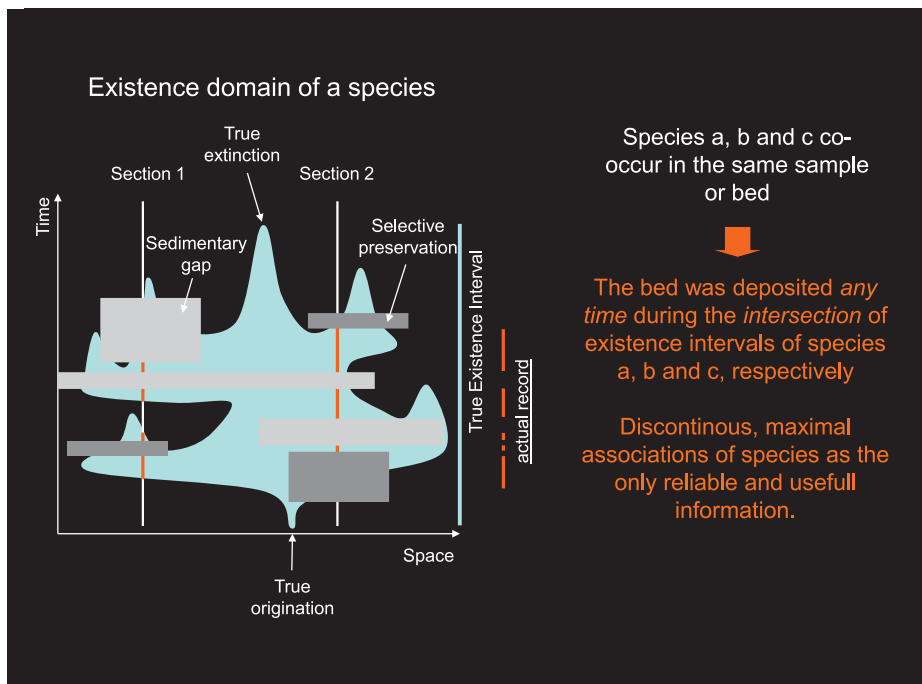
À l'autre bout de l'échelle du temps paléontologique, les limites temporelles élémentaires les plus courtes et les plus fiables sont définies par les associations d'espèces ayant coexisté aussi bien dans l'espace (au même endroit et donc retrouvées ensemble dans une même couche géologique) que dans le temps (c'est-à-dire dans des com-

munités écologiques et des environnements différents mais contemporains). Les mécanismes de spéciation et d'extinction des espèces étant par nature liés à des espaces géographiques restreints, on ne peut pas utiliser l'instant précis d'une apparition vraie (au sens évolutif du terme) ou d'une extinction vraie pour définir des lignes de temps synchrones et facilement reconnaissables dans d'autres successions fossilifères. Dans ces dernières, les premières apparitions locales seront plus tardives que l'apparition évolutive vraie, et l'extinction locale sera plus jeune que l'extinction définitive (diachronisme des apparitions et disparitions locales, voir figure). Les associations maximales d'espèces ayant coexisté dans l'espace ou dans le temps constituent en fait les seules unités élémentaires reproductibles et fiables dans le temps profond. Ce ne sont pas des lignes synchrones, instantanées et perpendiculaires à l'axe physique du temps, mais des intervalles disjoints construits à partir des coexistences maximales d'espèces. Les durées absolues de ces intervalles restent indéterminées en l'absence d'une calibration extérieure, par exemple au moyen d'âges radiométriques (qui ne sont eux-mêmes pas exempts d'incertitudes!). Avec des groupes taxonomiques dont l'évolution est globalement rapide (p. ex. ammonites, conodontes, rongeurs, etc.), les résolutions maximales obtenues pour de tels intervalles définis par des associations maximales et leurs intervalles de séparation sont de l'ordre de 20 à 50 000 ans. Ces ordres de grandeur peuvent paraître encore très grands à l'échelle humaine, mais si l'on considère que l'on parle d'intervalles de temps se situant par exemple il y a 250 millions d'années, alors on arrive à une résolution déjà fantastique et comparable à la précision maximale des meilleurs âges radiométriques (dits aussi absolus) actuelle-

ment disponibles pour des temps aussi anciens. En jargon technique, on parle de biochronozones pour de tels intervalles de temps reconnaissables dans les environnements anciens. Plus les conditions environnementales seront homogènes à la surface de l'océan, plus l'extension géographique d'une telle biochronozone, constituée par exemple d'organismes planctoniques ou nectoniques, sera importante. On peut ainsi reconnaître des périodes anciennes caractérisées par une forte zonation latitudinale semblable aux distributions biogéographiques actuelles. Lors d'épisodes de stress environnementaux majeurs dans l'océan (changement de pH, T°C, salinité, oxygène, etc.), la diversité globale chute drastiquement, et les espèces qui subsistent pendant la crise auront par contre une forte tendance à devenir cosmopolites, donc à constituer des biochronozones très facilement identifiables à l'échelle globale.

Le continuum du ballet

Notre mesure du temps, directement dépendante du ballet des espèces, est donc fonction du rapport entre taux d'apparition et taux d'extinction. Les paléontologues se sont demandé si l'intensité des extinctions se répartit de manière croissante (loi de puissance) ou si les extinctions de masse constituent véritablement une catégorie à part, avec un saut quantitatif et qualitatif les séparant des extinctions de fond. Les réponses récentes suggèrent qu'il s'agit en fait d'un continuum. Si les intensités des extinctions semblent bien suivre une loi de puissance, les intensités des phases de diversification faisant suite aux extinctions sont bien moins connues et font l'objet de recherches intenses. Il apparaît déjà clairement que les taux d'apparitions moyens d'un groupe donné augmentent lors des phases de res-



Le domaine d'existence d'une espèce est formé par l'ensemble des points occupés par une espèce dans l'espace et dans le temps (modifié, d'après Guex 1991). La forme de ce volume est essentiellement déterminée par les conditions écologiques régissant la distribution de l'espèce. La projection orthogonale de ce volume sur l'axe du temps correspond à l'intervalle d'existence de l'espèce. Dans l'exemple illustré, aucune section – quelle que soit sa position géographique – ne peut capturer l'ensemble de l'intervalle d'existence dans son entier. Les lacunes d'enregistrement et la préservation sélective raccourcissent aussi l'enregistrement de l'espèce dans les sections échantillonnées. Finalement, on constate que l'enregistrement réel (en rouge) ne représente qu'une fraction discontinue de l'intervalle d'existence. Ceci enlève toute signification temporelle aux premières apparitions et disparitions locales. La seule déduction logique possible est que si une espèce est présente dans une couche géologique donnée, cette couche s'est déposée durant tout ou partie de l'intervalle d'existence de cette espèce. Le même raisonnement appliqué à des espèces documentées dans une même couche amène à conclure que cette couche s'est déposée durant l'intersection des intervalles d'existence. Un tel intervalle sera maximal (c'est-à-dire unique) si la liste d'espèces associées n'est pas contenue dans une liste plus grande d'un autre intervalle. Ces associations maximales constituent la seule démarche fiable pour extraire des intervalles de temps synchrones de l'enregistrement fossile.

tauration de la biodiversité (notez ici qu'une diversification peut aussi être engendrée autrement, par exemple grâce à une chute des taux d'extinction uniquement). Les vides écologiques laissés par les groupes d'espèces disparues constituent manifestement une stimulation évolutive très forte tant pour certains groupes ayant survécus que pour certains autres nouveaux venus. Les phases d'extinctions et diversifications conduisent donc à une accélération du ballet des espèces, géné-

rant ainsi un plus grand nombre de biochronozones par rapport aux phases intermédiaires stables caractérisées par des renouvellements fauniques lents. Des simulations numériques basées sur une démarche inverse de type Monte Carlo ont aussi montré que la quantité temps capturée par les biochronozones en période d'extinction et de diversification est significativement plus petite que lors des phases stables de la biodiversité (Escarguel & Bucher 2006). Ces variations importantes

du rapport entre taux d'apparition et taux d'extinction permettent paradoxalement une mesure bien plus fine du temps paléontologique. Analyser et modéliser ces épisodes d'extinction et de restauration de la biodiversité est aussi un but majeur et nouveau de la paléontologie qui intéresse directement nos sociétés, en raison des perturbations créées par une espèce récente et insatiable.

Disparus sans laisser de traces

Ces fluctuations de la biodiversité, grandes ou petites, sont utilisées pour subdiviser les derniers 540 millions d'années de l'histoire de la vie en biochronozones, elles-mêmes regroupées en sous-étages, étages, époques, périodes, et ce dès l'explosion cambrienne qui a vu se mettre en place l'essentiel des phyla d'animaux avec les principaux plans d'organisation. Par rapport à l'âge de la Terre (4,5 milliards d'années) ou même à l'âge des plus anciennes traces de vie terrestre (Archaeobacteria dès 3,8 milliards d'années), ces derniers 540 millions d'années (le Phanérozoïque) peuvent sembler bien courts. Notre mesure du temps paléontologique est en fait aussi dépendante d'une innovation évolutive majeure qui s'est produite au Cambrien: la minéralisation des tissus, tant sous forme de squelette externe qu'interne. Ces tissus minéralisés augmentent singulièrement les capacités de fossilisation des organismes disparus face au destin des tissus mous qui ne sont habituellement pas préservés. Ainsi, seul le dernier sixième environ du ballet des espèces nous est visible et donc directement décomposable en temps relatif. ■

Références

- Escarguel G. & Bucher H. 2004. Counting taxonomic richness from discrete biochronozones of unknown duration: a simulation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 202: 181–208.
- Guex J., 1991. *Biochronological Correlations*. Springer.